Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lentizellen an Wurzeln von *Tilia* sp.

von

Dr. V. Vouk.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 1 Tafel, 1 Doppeltafel und 3 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Juli 1909.)

I. Einleitung und Morphologie.

Gelegentlich beobachtete ich an der Rinde eines Wurzelstückes, das von einer alten, gefällten Linde[1] aus Schönbrunn stammte, sehr merkwürdige, große warzenförmige Bildungen, welche man viel eher vielleicht für partielle Borkebildungen oder für Korkwucherungen als für Lentizellen[2] ansehen möchte.

Auf der beigelegten Photographie eines solchen Wurzelstückes (Taf. I, Fig. 3), das aus zwei verwachsenen älteren Wurzeln besteht, sieht man, wie die Rinde desselben völlig überstreut ist mit solchen großen, warzenförmigen Bildungen. Im oberen Teile dieses Wurzelstückes sind diese Bildungen so dicht aneinander und unregelmäßig gelagert, daß wir, wie gesagt, wahre Korkwucherungen vor uns zu haben glauben. Erst eine genaue anatomische Untersuchung läßt den Charakter der

---

[1] Leider konnte ich die Art nicht bestimmen, da der Baum später von der Stelle geschafft wurde.

[2] Daß Lentizellen auch auf unterirdischen Organen vorkommen, ist eine allgemein bekannte Tatsache. Schon im Jahre 1855 hat Germain de Saint-Pierre die ersten Lentizellen an Wurzeln beobachtet und beschrieben. Durch Arbeiten von Stahl, hauptsächlich Devaux und neuestens v. Alten sind wir auch näher über den Bau und Funktion der Wurzellentizellen unterrichtet.

Lentizellen, welche in diesem veralteten Stadium außer Funktion sind, erkennen.

Wenn wir etwas jüngere Stadien, wie sie in den Abbildungen Fig. 1, 2, Taf. I gegeben sind, ansehen, so tritt auch der morphologische Charakter der Lentizellen stark hervor. Eine etwas länglich gestreckte Hervorwölbung des Periderms mit einem in der Mitte der Wölbungen auftretenden Riß, aus welchem die braune, in trockenem Zustande pulverige, auch feste Korkmasse des Füllgewebes herausragt, gibt das bekannte Bild einer jungen Lentizelle wieder. Gewöhnlich zeigen sie eine mehr oder weniger ovale Form mit etwas hervorgewölbten und seitwärts abgeworfenen, wulstförmigen Rändern, den sogenannten »Lentizellenlippen«. Die braune, auch ganz schwarze, in diesem Falle feste und ziemlich harte Füllmasse sitzt in dieser kraterartigen und soredienähnlichen Höhlung wie ein Pfropf im Flaschenhalse (Fig. 4, Taf I).

Lentizellen sind nicht immer unregelmäßig an einem Organe gelagert, vielmehr sind sie mit bestimmter Gesetzmäßigkeit quer (*Betula*) oder längs (*Sambucus*) gestellt.[1] In unserem Falle sind die Lentizellen auffällig quer, wie längs der Hauptachse gelagert. Die Abbildung (Fig. 1, Taf. I) zeigt an einem 11 *cm* langen Stücke einer fünfjährigen Wurzel solche Querreihen von Lentizellen. Diese Querreihen stehen manchmal kreisförmig im ganzen Umfange der Wurzel. Nebst diesen Querreihen sind einige Lentizellen auch längs der Wurzel mehr oder weniger unregelmäßig angeordnet. Ich zählte im ganzen an diesem Stücke 58 Lentizellen, von denen 37 den Querreihen angehören. Die Querlentizellen sind immer etwas kleiner als die Längslentizellen. Die ersteren messen etwa 2 *mm* in der Breite und 3 bis 4 *mm* in der Länge, die letzteren aber 4 bis 5 *mm* in der Breite und 5 bis 9 *mm* in der Länge. Mit dem Alter wächst auch die Größe der Lentizellen.

Die Abbildung 2, Taf. I, zeigt ein 10 *cm* langes Stück von einer elfjährigen Wurzel mit ungemein großen Lentizellen, welche merkwürdigerweise nur in Längsreihen angeordnet

---

[1] Vgl. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 5. Aufl., 1904., p. 118.

sind. Im ganzen zählte ich an diesem Stücke 41 Lentizellen, von denen die größten auch 9 *mm* in der Breite und bis 19 *mm* in der Länge messen. Enorme Länge der Lentizellen allein ist nicht auffallend,[1] aber ihre Breite im Verhältnis zur Länge ist ziemlich beträchtlich. Wenn man die Oberflächengröße approximativ berechnet,[2] so ist die enorme Größe dieser älteren Lentizellen noch auffälliger. Die größten haben sogar eine Oberfläche von $1 \cdot 5\, cm^2$.

Im folgenden möchte ich die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung dieser Lentizellen und anschließend daran auch ihre Entwickelungsgeschichte darlegen. Da es mir leider am frischen lebenden Material mangelte, ist eine physiologische Untersuchung weggefallen.[3]

II. Anatomie.

Um Kenntnis des anatomischen und histologischen Baues zu gewinnen, betrachten wir eine fertige, ausgebildete Lentizelle. Schon makroskopisch unterscheidet man an einem quer geführten Schnitte drei Schichten, welche den von Stahl angegebenen entsprechen. Stahl und spätere Autoren, wie hauptsächlich Klebahn und Devaux, unterscheiden in jeder Lentizelle Phelloderm, Verjüngungsschichte und Füllzellen. Durch verschiedene Ausbildung und Anordnung dieser wichtigsten Schichten kommen zwei Typen, von welchen in einem späteren Kapitel die Rede sein wird, zustande. In unserem Falle sehen wir zuerst nach innen zu eine gelbliche und ziemlich dicke Schichte — Phelloderm; dann folgt eine weiße, dünnere Schichte — Verjüngungsschichte, und nach außen eine mächtige und dicke, braunschwarze, ziemlich harte Korkschichte von Füllzellen. Beim Schneiden zerreißen die Schnitte sehr leicht in der aus dünnwandigen, jugendlichen Zellen bestehenden Verjüngungsschichte.

---

[1] Die Lentizellen an alten Kirschenstämmen erreichen bekanntlich eine Länge von mehreren Zentimetern.

[2] Auf diese Weise hat auch Devaux Lentizellengrößen berechnet.

[3] Für die gütige Überlassung des Materials spreche ich Herrn Kollegen F. Weber meinen besten Dank aus.

Ich konnte zwei etwas verschiedene Formen konstatieren. Kleine Lentizellen, welche gewöhnlich quer gelagert sind und keine seitlichen Wulste oder sogenannten Lippen bilden. Es sind stark hervorgewölbte, rundliche, durchbrochene Partien im Periderm (Fig. 3, Taf. II). Die zweite Form zeigen gewöhnlich ältere Lentizellen mit seitlichen Wulsten (Fig. 5, Taf. II), welche, wie später auseinandergelegt wird, dem Phelloderm angehören.

In dem sekundären Hautgewebe der Wurzeln von *Tilia* ist ein mächtig entwickeltes Phelloderm vorhanden. Dieses Phelloderm bildet den Ausgangspunkt der Grundmasse, aus welcher die ganze Lentizelle gebildet wird. Dieses Lentizellen-Phelloderm unterscheidet sich aber wesentlich vom gewöhnlichen Phelloderm. Die Zellen sind abgerundet und nicht mehr so innig zusammenhängend. Durch Abrundung der Zellen sind große Interzellularen entstanden, so daß dadurch das ganze Phelloderm ein lockeres Aussehen hat, weshalb ich es als »lockeres Phelloderm« bezeichne. Dieses Phelloderm ist besonders mächtig entwickelt. Ich zählte manchmal sogar über 30 Zellreihen, welche gewöhnlich strahlenartig angeordnet sind. In den unteren Partien sind sie auch oft sehr unregelmäßig gehäuft. Daß dieses Phelloderm wirklich vom gewöhnlichen Phelloderm stammt, zeigt auch die Fig. 3, Taf. II, in welcher man noch einen Teil vom gewöhnlichen dichten Phelloderm sieht, welches allmählich in ein lockeres übergeht. In späteren Stadien der Entwicklung findet man nur ein lockeres Phelloderm. Auch langgestreckte charakteristische Zellen, welche die seitlichen Wulste bilden, gehören dem Phelloderm an. Die Streckung ist nicht etwa durch Hypertrophie der Zellen entstanden, es ist nur ein mechanisches Strecken erfolgt infolge des durch zentripetale Anhäufung vom lockeren Phelloderm entstandenen radialen Druckes.

Die Zellen des lockeren Phelloderms sind ziemlich dickwandig (0·001 bis 0·002 *mm*) und durch getüpfelte Wände charakterisiert. Sie messen im Durchmesser ungefähr 0·027 *mm*. Als Inhalt fand ich in jeder Zelle einen großen Tropfen von

Fett.[1] Dieses massenhafte Vorkommen von Fett wird vielleicht auf die durch Durchlüftung ermöglichte Sauerstoffzuführung zurückzuführen sein.[2]

An das Phelloderm schließt sich eine mehr oder weniger dünne Schichte von dünnwandigen Zellen an, welche meristematischen Charakter an sich tragen. Diese Schichte ist als Verjüngungsschichte zu bezeichnen. Nur die ersten Reihen von neugebildeten Zellen sind eng verbunden, später runden sich die Zellen ab, um den entsprechenden Charakter der Dauerzellen anzunehmen. Man hat früher angenommen, daß die Verjüngungsschichte die Fortsetzung des Phellogens darstellt, bis neuestens von Devaux gezeigt wurde, daß sie keine konstant gelagerte Zellreihe ist, sondern gewöhnlich im Phelloderm zentripetal verlagert wird. Sie ist gewöhnlich die äußerste Schichte des Phelloderms oder wie sich Devaux ausdrückt: »la phelloderme, qui se cloisonne«. Es werden demnach im Phelloderm immer neue sekundäre Phellogene gebildet. Diese Annahme könnte ich auch in meinem Falle bestätigen. In der beiliegenden Textfigur (p. 1078) sieht man die Anlage einer solchen Verjüngungsschicht im Phelloderm. Mitten in diesem sind Zellteilungen erfolgt und man sieht auch die beiden Zellhälften (a, a_1) einer Phellodermzellenreihe, welche durch eingeschaltete Wandbildungen auseinandergeschoben sind.

Durch die Tätigkeit der Verjüngungsschichte wird nach außen ein Gewebe gebildet, das die Funktion der Durchlüftung hauptsächlich übernimmt. Dieses Gewebe wird von ver-

---

[1] Alle Reaktionen auf Fett, auch auf Kork sind mit Sudan III durchgeführt.

[2] Zu bemerken ist, daß das Material im Winter gesammelt wurde. Auch in anderen Geweben von *Tilia*-Wurzeln findet sich, wie mir durch persönliche Mitteilung Herrn F. Weber's, welcher diese Wurzel auf Fettgehalt prüfte (vergl. diese Berichte, CXVIII. Bd., Abt. I, 1909), zu Gehör kam, im Winter verhältnismäßig sehr viel Fett vor. Man hat früher angenommen, daß in den Wurzeln im Gegensatz zu den Stämmen kein oder sehr wenig Fett gebildet wird und nur Stärke als Reservestoff vorhanden ist. Haberlandt führt dies in einer Hypothese (I, p. 375) auf mangelhafte Durchlüftung (Fehlen von Lentizellen) und auf den Sauerstoffmangel zurück. In unserem Falle ist durch die Lentizellen die Durchlüftung ermöglicht und damit übereinstimmend auch sehr viel Fett, besonders unterhalb der Lentizellen vorhanden.

schiedenen Forschern verschieden bezeichnet. Stahl nennt es Füllgewebe, Klebahn Porenkork und Devaux Verschluß-

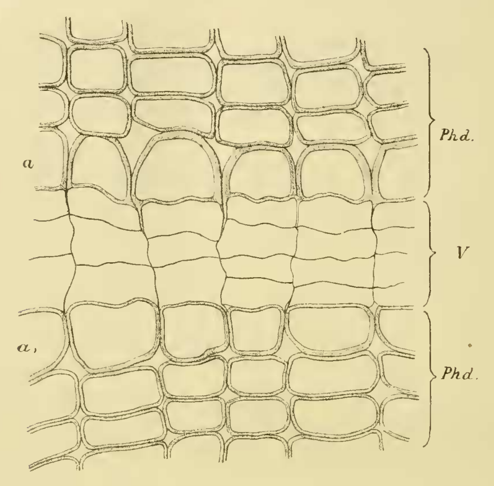


Fig. I. Anlage der Verjüngungsschichte im Phelloderm. *Phd.* = Phelloderm. *V.* = Verjüngungsschichte.

schichten. Eine genauere Auseinandersetzung dieser verschiedenen Bezeichnungen wird im späteren Kapitel gegeben.

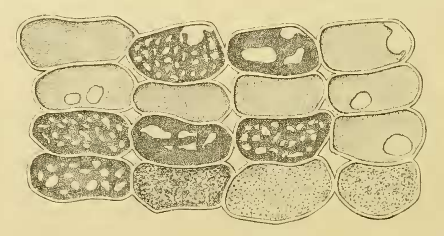


Fig. II. Regelmäßiger Porenkork.

Bei einer jungen Lentizelle, wo noch ein primäres Phellogen vorhanden ist, ist der Porenkork sehr charakteristisch. Die Zellen sind in geregelten Reihen angeordnet, rundlich und schwach abgeplattet. Sie erreichen den Durchmesser von

0·033 *mm* und die Höhe von 0·018 *mm*. Im Querschnitte sowie im Längsschnitte, besonders deutlich aber an einem Tangentialschnitte, sind kleine Interzellularen sichtbar. Das Vorhandensein von Interzellularen und das Verkorken der Zellwände charakterisiert den Porenkork. Porenkorkzellen sind etwas dünnwandiger als Phellodermzellen. Die Mittellamelle ist nicht verholzt. Die jüngeren Zellen zeigen deutlich die Korkreaktion, die älteren aber sehr schwach oder gar nicht. Nach Zusatz von Eisenchlorid wird bei älteren Zellen Außen- und Innenhaut stark dunkelblau gefärbt, was das reichliche Vorhandensein von Gerbstoffen, welche, wie Stahl gezeigt hatte, als Schutz gegen Feuchtigkeit aufzufassen sind, beweist. Entweder erklärt sich dies aus der Annahme, daß an Stelle des Suberins Gerbstoffe auftreten, oder daß verschiedene Stoffe, hauptsächlich Gerbstoffe, die Korkreaktion verhindern. In den jungen Zellen sieht man als Inhalt eine braune gleichmäßige Masse, welche später einen anscheinend fein körnigen Charakter annimmt. In der Tat zeigt aber der Inhalt eine wabenartige Struktur, welche sich besonders in den älteren Zellen offenbart. Nach Zusatz von Eisenchlorid wird auch der ganze Inhalt stark dunkelblau gefärbt.

Nicht immer besteht der Porenkork aus homogenen Elementen.[1] Viel häufiger, wie es besonders bei älteren Lentizellen der Fall ist, besteht der Porenkork aus abwechselnden, ungleichmäßig dicken Schichten. Auf eine etwas dickere Schicht von gewöhnlichem, früher beschriebenem Porenkork (Textfig. II) folgt eine dünnere Schicht von mehr oder weniger geschrumpften Zellen, welche große Interzellularen bilden (Textfig. III). Die Zellwände sind etwas dicker als bei gewöhnlichen Porenkorkzellen und sehr schwach, manchmal auch gar nicht verkorkt. Der Porenkork besteht demnach aus zusammenhängenden, regelmäßigen und zerklüfteten Partien.

Der Porenkork kann bei sehr alten Lentizellen auch sehr mächtig werden. Ich zählte in einem Falle nicht weniger als 124 Zellreihen.

---

[1] Auch Devaux spricht in einigen Fällen von heterogenen Schichten im Porenkorke.

III. Entwicklungsgeschichte.

Ich habe schon vorher die Bemerkung gemacht, daß die Ursprungsstelle der neugebildeten Lentizelle die Phellogenschichte bildet. Es bleibt nun noch zu erwägen, ob diese Lentizellen vor der Bildung des Periderms oder nach dessen Entwicklung angelegt werden, das heißt, ob sie primär oder sekundär entstehen. In demselben Sinne unterscheidet auch Devaux primäre und sekundäre Lentizellen. Die ersteren entstehen frühzeitig an einem bestimmten Punkte des Organs

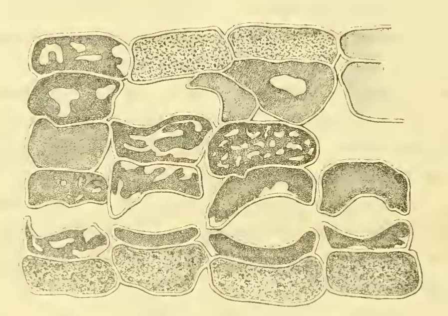


Fig. III. Zerklüftete Partie im Porenkork.

(Spaltöffnung, Basis der Wurzeln) und werden im primären Gewebe (Rinde oder Perizykel) gebildet; die letzteren entstehen später an einem nicht bestimmten Punkte des Organs und werden im sekundären Gewebe (Periderm, genauer gesagt Phellogen oder sekundärem Bast) gebildet.[1] Die hier beschriebenen Lentizellen werden auch an älteren Wurzeln noch immer neu gebildet, sonach sind sie auch als sekundäre Bildungen zu betrachten.

---

[1] Nach der älteren Ansicht von Stahl, welche eigentlich ebenso berechtigt ist, entstehen die sekundären Lentizellen dort, wo infolge von Borkeabsonderung die primären Lentizellen verloren gegangen sind. Primäre Lentizellen entstehen nach Stahl entweder *a)* bevor noch das sekundäre Hautgewebe angelegt wird unter den Spaltöffnungen (Unger) oder *b)* im sekundären Hautgewebe (Periderm). Die letzteren tragen nach Devaux den Charakter einer sekundären Bildung.

Da mir das Untersuchungsmaterial aus verschiedenen Jahreszeiten fehlte, war ich genötigt, im folgenden auch einige vollberechtigte Vermutungen aufzustellen, um ein vollständig klares Bild über den Entwicklungsgang der untersuchten Lentizellen zu geben.

In der Fig. 1, Taf. II, sehen wir eine Anlage einer künftigen Lentizelle. Makroskopisch sieht sie nur wie eine kleine, erhobene Anschwellung der Rinde aus. Anatomisch finden wir in solchen Lentizellenanlagen nur ein stark entwickeltes Phelloderm, das auch teilweise schon locker geworden ist. Durch diese lokale, übermäßige Entwicklung des Phelloderms wird infolge des radialen Innendruckes das Periderm mehr und mehr hervorgewölbt. Die erste Entwicklungsphase der Lentizellenbildung findet ihren vorzüglichen Ausdruck in der Entstehung eines lockeren Phelloderms durch zentrifugale Zellteilung.

Nachdem schon ein mächtiges Phelloderm gebildet wurde, wird die Phellogenschicht, wie schon früher erwähnt, in eine mehr oder weniger tiefer liegende Phellodermschicht verlegt. Dieses sekundäre Phelloderm setzt die reziproke Tätigkeit eines ursprünglichen Phellogens fort. Nach außen (in zentripetaler Folge) werden dünnwandige, etwas abgerundete Zellen, welche ich als Füllzellen betrachte, und nach innen (in zentrifugaler Folge) wieder das lockere Phelloderm gebildet. Die übermäßige Anhäufung von Füllzellen zwischen dem Periderm und Phelloderm führt infolge des Druckes zur unregelmäßigen lockeren Anordnung (Fig. 2, Taf. II). Die Füllzellen sind noch nicht verkorkt.

Die Tätigkeit des sekundären Phellogens setzt sich weiter fort, bis das Periderm dem Innendruck nicht mehr standhalten kann und zerreißt. Erst jetzt, nach der Durchbrechung des Periderms, ist die Lentizelle offen und tritt in Funktion. Nach außen abgegebene Füllzellen können jetzt ihre regelmäßige Anordnung und Reihenfolge behalten und verkorken. Dieses neugebildete Gewebe ist der früher beschriebene Porenkork (Fig. 3, Taf. II). Die Bildung der seitlichen Wulste bei der zweiten Form (Fig. 4 und 5, Taf. II) von Phelloderm habe ich schon vorher erwähnt.

Mit Ende einer Vegetationsperiode erlischt auch die Tätigkeit des Phellogens. In der nächsten Periode wird das Phellogen in tieferen Partien des Phelloderms gebildet, das heißt zentripetal verlegt. Dadurch wird auch eine Phellodermschichte von mehreren Zellreihen nach außen abgeschnürt. Es läßt sich auf diese Weise auch die Heterogenität des Porenkorkes[1] erklären. Das früher genannte zerklüftete Phelloderm entspricht vermutlich den abgeschnürten Phellodermreihen. »Es ist begreiflich,« sagt Haberlandt an einer Stelle (I, p. 130), »daß, wenn solch innen entstandenes Phellogen Kork bildet, die darüber befindlichen Gewebe von jeder Wasserzufuhr abgeschnitten werden und vertrocknen müssen«. Auch unser zerklüftetes Phelloderm hat den Charakter eines vertrockneten Gewebes. Diese Art der Entwicklung läßt sich auch völlig mit Borkebildung vergleichen. Man könnte dann in diesem Falle von einer partiellen Phelloderm-Borke sprechen.

Manchmal bemerkte ich unterhalb des Phellogens dünnwandigere Phellodermzellen, welche erst allmählich nach innen zu in dickwandigere übergehen. Es ließe sich dies nur dadurch erklären, daß manchmal auch mehrere Phellogene im Phelloderm entstehen, von welchen nur das äußerste zur Bildung des Porenkorkes dient, die inneren aber nur zur Restitution des lockeren Phelloderms. Die Restitution des Phelloderms ist notwendig, weil sonst durch die zentripetale Verlegung der Verjüngungsschicht auf einmal das ganze Phelloderm aufgebraucht würde.

Ich untersuchte auch die ältesten Stadien der Lentizellen, welche ihrem Aussehen nach (mit einer überaus mächtigen Porenkorkschicht) kaum als funktionsfähig zu betrachten waren. Solche Stadien unterscheiden sich von früheren hauptsächlich dadurch, daß sie knapp unter der Porenkorkschichte wieder eine peridermartige, interzellularenlose, verkorkte Gewebeschichte ausgebildet haben. Es wird also tatsächlich durch ein solches Periderm im Alter die Lentizelle verschlossen und auch außer Funktion gesetzt.

---

[1] In der etwas schematisierten Fig. 5, Taf. II sind die heterogenen Schichten des Porenkorkes wegen der zu schwachen Vergrößerung gar nicht zu sehen.

Es läßt sich die Entwicklung der untersuchten Lentizellen übersichtlich in folgenden fünf Stadien darstellen:

1. Hauptsächliche Bildung des »lockeren Phelloderms« aus dem primären Phellogen.

2. Entstehung des sekundären Phellogens mit reziproker Zellteilung; Bildung des Füllgewebes.

3. Durchbrechung des Periderms und Öffnung der Lentizelle.

4. Bildung des Porenkorkes und Restitution des Phelloderms durch die Tätigkeit der sekundären Phellogene.

5. Verschluß der Lentizelle durch die Bildung eines Periderms unterhalb des Porenkorkes.

In den ersten zwei Entwicklungsphasen ist die Lentizelle noch nicht offen und nicht funktionsfähig. In dritter und vierter Phase ist sie offen und in der letzten wieder geschlossen.

IV. Allgemeines über die Typen der Lentizellen.

Nach einigen einleitenden Arbeiten, hauptsächlich von De Candolle, Mohl, Trecul und Unger, finden wir zuerst in der Abhandlung von Stahl eine übersichtliche Darstellung des Baues der Lentizellen. Die klassische Arbeit Stahl's war auch die Grundlage der späteren allgemeinen Bearbeitung der Lentizellen durch Klebahn und Devaux. Sämtliche Autoren kommen in bezug auf den Bau der Lentizellen eigentlich zu derselben Ansicht. Sie finden alle übereinstimmend zwei abweichende Strukturtypen und unterscheiden sich hauptsächlich nur durch verschiedene Auffassung der wichtigsten Kriterien.

Um dies zu illustrieren, gebe ich hier eine kurze Übersicht über die angegebenen Typen.

	Nach Stahl (1873)	Nach Klebahn (1884)	Nach Devaux (1900)
I. Typus	Lockere Füllzellen, abwechselnd mit dichteren Zwischenstreifen (im Winter eine lückenlose peridermartige Verschlußschichte)[1]	Porenkork, abwechselnd mit Choriphelloid (einmal oder mehrmals im Jahre).	Dünne Verschlußschichten von verkorkten engverbundenen Zellen mit keinen oder sehr kleinen Interzellularen, abwechselnd mit rundlichen, sehr losen, meist dünnwandigen und unverkorkten Zellen.
II. Typus	Engverbundene Füllzellen ohne Zwischenstreifen (im Winter eine lückenlose peridermartige Verschlußschicht).	Porenkork allein.	Verschlußschichten sehr dick, bestehend aus zahlreichen Schichten von rundlichen Zellen mit sehr großen und deutlich sichtbaren Interzellularen.

Die gegebene Übersicht zeigt, daß die Unterschiede zwischen den beiden Typen sehr gering sind und nur in der verschiedenen Nomenklatur zu suchen sind.

Stahl betrachtet als Hauptkriterium im Bau der Lentizellen das eigentümliche Gewebe, welches von der Verjüngungsschicht nach außen gebildet wird und zum Teil die Aufgabe hat, die entstandene Lücke im Hautgewebe auszufüllen. Diese Füllzellen werden, rein biologisch betrachtet, nach außen durch verkorkte, peridermartige Zwischenstreifen oder Verschlußschichten[2] geschützt. Durch das Vorhandensein oder Fehlen dieser Zwischen- oder Verschlußschichten sind auch beide Typen charakterisiert.

Klebahn nimmt in der Unterscheidung der Lentizellentypen einen rein anatomischen Standpunkt ein. Er vergleicht die Schichten der Lentizellen mit den benachbarten Schichten des Periderms und findet z. B.

[1] Zitiert nach Klebahn (I).

[2] Diese beiden Schichten wurden durch spätere Untersuchung von Klebahn und Devaux als identisch aufgefunden.

	in der Rinde[1]	in der Lentizelle
Typ. II	Periderm	Porenkork
	Phellogen	Verjüngungsschicht
	Phelloderm	Phelloderm
Typ. I	Kork	Porenkork
	Phelloid	Choriphelloid[2]

Als spezielles Kriterium betrachtet Klebahn die Verkorkung. Der Porenkork wurde schon früher charakterisiert und entspricht tatsächlich dem Füllgewebe Stahl's im Typ. II und den Verschlußschichten im Typ. I. Der Gegensatz besteht nur darin, daß Stahl, wie erwähnt, als wesentlichstes Gewebe das Füllgewebe und Klebahn den Porenkork ansieht.

Devaux ging in der Charakteristik der Lentizellen von ganz anderem Standpunkte aus. Er hat zwar von Stahl den Ausdruck »Verschlußschichten« (couches de fermeture) angenommen, jedoch nicht im selben Sinne. Nach Devaux »sind die Lentizellen Organe für sich, mit einer eigenen, durch äußere Umstände bedingten Physiologie (Klebahn III)«. Physiologisch betrachtet hat die Entwicklung durch den Einfluß verschiedener Phänomene — einerseits einer Wucherung (Proliferation), verbunden mit Hypertrophie, andrerseits der Vernarbung (Cicatrisation) — zu zwei verschiedenen Formen geführt. Im Typ. I. verwirft Devaux die anatomische Bezeichnung von Choriphelloid Klebahn's und bringt auch einige Fälle, welche sich dem Typ. I einreihen können, trotzdem die Füllzellen oder das Choriphelloid verkorkt sind. Die Verkorkung der Füllzellen ist nur durch äußere Faktoren bedingt.[3] Die

---

[1] Ich meine hier nur den Rindenanteil, welcher dem Hautgewebe angehört.

[2] Unter Choriphelloid oder Sonderphelloid versteht man unverkorkte Zellen, welche den phelloiden Charakter (v. Höhnel) an sich tragen.

[3] Die Vermehrung und Streckung der Füllzellen ist nur vom Wassergehalt abhängig. Wird z. B. im Falle einer »Hypodrose« die Transpiration (wie im Wasser oder feuchter Luft) gehemmt, so bilden sich nur lockere Füllzellen. Wechsel der Trockenheit, die z. B. während der Saison gegeben ist, bedingt die Ausbildung des Typ. I mit abwechselnden verkorkten und unverkorkten Schichten. Die Ausbildung des Typ. II wäre nun durch gleichmäßig trockene Luft zu erklären.

Lentizellen können nach Devaux durch den Porenkork auch vollständig verschlossen sein und daher wählt er als Bezeichnung für das verkorkte Gewebe den Stahl'schen Ausdruck »Verschlußschichten«.

Im Typ. II hat das Gewebe außerhalb der Verjüngungsschicht tatsächlich drei verschiedene Namen.

Es war nicht meine Absicht, die gegebenen Typenunterschiede einer Kritik zu unterwerfen und vielleicht eine neue Nomenklatur zu schaffen; ich wollte nur die Tatsache einer Verwirrung in der Nomenklatur konstatieren und eventuell zu neuen Forschungen anregen.

Aus der oben mitgeteilten Übersicht ergeben sich bei charakteristischer Ausbildung im Bau, Funktion und Entwicklung zwei wohl unterscheidbare Typen: einfache Lentizellen, nur aus verkorkten Schichten bestehend, und zusammengesetzte Lentizellen, bestehend aus verkorkten und unverkorkten Schichten. Ob der eine oder der andere Fall phylogenetisch als erster oder zweiter Typus zu betrachten ist, wäre meiner Ansicht nach unnütz zu untersuchen. Die Ansicht Devaux's dürfte diesbezüglich richtig sein, daß die beiden Typen nur die durch verschiedene äußere Einflüsse und Umstände bedingten Ausbildungsformen sind.

Die richtige Beurteilung der einzelnen Lentizellenschichten kann uns meiner Ansicht nach nur die entwicklungsgeschichtliche Betrachtung geben.

Ich habe schon früher die durch Devaux konstatierte wichtige Tatsache der zentripetalen Verlagerung, das heißt der Bildung der sekundären Phellogene im Phelloderm betont. Es wäre nun sehr leicht denkbar, daß die Verschlußschicht im Typ. I nur eine verkorkte, durch Einschaltung der Verjüngungsschicht nach außen abgeschnürte Phellodermzellreihe ist.[1] Durch die Tätigkeit der Verjüngungsschichte gebildete Füllzellen ver-

---

[1] Die Abbildung 31, Taf. V, in der Arbeit Devaux' macht unwillkürlich einen solchen Eindruck. Man sieht deutlich, daß die von Devaux bezeichnete Verschlußschicht nur eine Hälfte einer Phellodermzellreihe ist, in welcher die Neubildung der Zellen stattgefunden hat. Daß manchmal Verschlußschichten aus mehreren Zellreihen bestehen, erklärt sich einfach durch tiefere Verlegung der Verjüngungsschicht.

korken in einem Falle nicht und hypertrophieren (Choriphelloid), im anderen Falle verkorken sie und bilden samt den abgeworfenen, teilweise auch verkorkten Phellodermzellen den bekannten Porenkork. Es benötigt aber die hier ausgesprochene Vermutung einer nochmaligen gründlichen Untersuchung auf breiterer Basis.

Zu welchen von diesen Typen gehören nun unsere Lentizellen? Einerseits spricht das Vorhandensein des Porenkorkes unstreitbar für den Typ. II, andrerseits aber der heterogene Bau des Porenkorkes oder Füllgewebes (Stahl) für den Typ. I. Allerdings tritt der Typ. II besonders in jüngeren Stadien stark hervor. Übrigens umfaßt der Typ. II, wie Devaux nachgewiesen hat, sehr mannigfaltige Formen, welche durch Übergänge mit Typ. I gewiß verbunden sind. Klebahn hat auch später in einem Referate (Bot. Ztg., 1901, II., p. 18) über die Arbeit Devaux's mit Recht zugegeben, »daß es auch in bezug auf die Lentizellen verkehrt sein dürfte zu schablonisieren«. Von einem Übergange zum Typ. I kann in unserem Falle keine Rede sein. Es läßt sich vielmehr unsere Form dem Typ. II unterordnen.

Schließlich erscheint es biologisch recht verständlich, daß an dicken Wurzeln, welche sich verhältnismäßig tief in der Erde befinden, Lentizellen von diesem Typus vorkommen. Sie sind einerseits gegen eine gleichmäßig andauernde Feuchtigkeit des Bodens durch den gerbstoffreichen Porenkork geschützt, andrerseits ermöglicht doch die Summe von sehr kleinen Interzellularen in der großen Lentizellenoberfläche einen genügenden Gaswechsel.

Zusammenfassung.

I. An Wurzeln von *Tilia* sp. kommen sehr große und mächtig entwickelte Lentizellen (Oberfläche bis $1 \cdot 5\,cm^2$) vor, welche in Quer- und Längsreihen angeordnet sind.

II. Diese Lentizellen bestehen aus einem mächtigen »lockeren Phelloderm« und aus einem von heterogenen Schichten gebildeten Porenkorke. Die dazwischenliegende Verjüngungsschichte, das Phellogen, wird bei der Weiterentwicklung der Lentizelle immer mehr gegen innen verlagert. Durch Entstehung dieser sekundären Phellogene

im Phelloderm wird ein neuer Teil des letzteren nach außen abgegliedert und bildet die zerklüfteten Partien im Porenkork.

III. Diese Lentizellen sind als sekundäre Bildungen zu betrachten, weil sie nach der Entwicklung des Periderms im Phellogen entstehen. Ihre Entwicklung läßt sich in folgenden fünf Phasen darstellen:

1. Hauptsächliche Bildung des lockeren Phelloderms aus dem primären Phellogen.

2. Entstehung des sekundären Phellogens mit reziproker Zellteilung; Bildung des Füllgewebes.

3. Durchbrechung des Periderms und Öffnung der Lentizelle.

4. Bildung des Porenkorkes und Restitution des Phelloderms durch die Tätigkeit der sekundären Phellogene.

5. Verschluß der Lentizelle durch die Bildung eines Periderms unterhalb des Porenkorkes.

IV. Diese Lentizellen sind trotz des heterogenen Baues des Porenkorkes entschieden zum II. Typus (Stahl, Klebahn Devaux) einzureihen.

Zum Schlusse erfülle ich noch eine angenehme Pflicht, indem ich hier Herrn Hofrat Prof. J. Wiesner für das warme Interesse und die Förderung meiner Arbeit meinen aufrichtigsten Dank sage. Ferner danke ich auch bestens Herrn Privatdozenten Dr. K. Linsbauer für die wertvollen Anregungen, die er mir während der Arbeit zuteil werden ließ.

Literaturübersicht.

1. Alten H. v., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln, nebst Bemerkungen über Wurzelthyllen, Heterorhizie, Lentizellen. Dissert. Göttingen 1908.
2. De Candolle, Premier Mémoire sur les lenticelles des arbres. Annal. Sc. nat., 1. Ser., T. VIII, 1826.
3. Devaux H. M., Recherches sur les lenticelles. Annal. d. sc. nat. bot., VIII. Ser., 1900, p. 1 bis 240.

4. Germain de Saint Pierre, Observations sur l'origine et la nature des lenticelles. Bull. Soc. bot. de France, II, 1855.
5. Haberlandt G., I. Physiologische Pflanzenanatomie, III. Aufl., 1904.
— II. Beiträge zur Kenntnis der Lentizellen. Sitzb. d. kais. Akad. d. Wiss., I, 1875.
6. Klebahn H., I. Über die Struktur und die Funktion der Lentizellen sowie über den Ersatz derselben bei einigen lentizellenfreien Holzgewächsen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1883, Bd. I, p. 113 bis 121).
— II. Die Rindenporen. Dissert. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. XVII, 1884.
— III. Referat über Devaux' Recherches sur les lenticelles. Bot. Ztg., 1901, II. Abt., p. 18.
7. Mohl H., Untersuchungen über Lentizellen. Vermischt. Schrift.
8. Stahl E., Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lentizellen. Bot. Zeitg., 1873, p. 561.
10. Trecul, Remarques sur l'origine des lenticelles. C. R. Acad. d. Sc., Bd. 73, 1871.
11. Unger, Über die Bedeutung der Lentizellen. Flora 1836.
12. Wiesner J., Anatomie u. Physiologie d. Pflanzen. 5 Aufl. 1904.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Ein Stück der Wurzel mit Querreihen *(Qu)* von Lentizellen.

Fig. 2. Ein Stück der Wurzel mit Längsreihen *(L)* von Lentizellen.

Fig. 3. Ein Stück der Wurzel, bestehend aus zwei verwachsenen Wurzeln mit unregelmäßig gelagerten Lentizellen.[1]

Fig. 4. Lentizellen, halbmal vergrößert. P = Porenkork, L = Lentizellenlippen.

Tafel II.

P: Periderm, *Phd:* Phelloderm, *L. Ph:* Lockeres Phelloderm, *Pk:* Porenkork, *Phg:* Phellogen, *V*: Verjüngungsschichte, *F:* Füllgewebe.

Fig. 1. Erstes Entwicklungsstadium mit lockerem Phelloderm.

Fig. 2. Zweites Entwicklungsstadium mit Füllgewebe. Lentizelle geschlossen.

Fig. 3. Offene Lentizelle mit Porenkork.

Fig. 4. Geschlossene Lentizelle mit seitlichen Wulsten.

Fig. 5. Offene Lentizelle mit seitlichen Wulsten.

Alle Figuren 50mal vergrößert.

---

[1] Für die Ausführung der Photographien spreche ich Herrn Dr. A. Jenčić meinen besten Dank aus.